Vad vet vi om parasitiska Cynipoidea?

GÖRAN NORDLANDER

Nordlander, G.: Vad vet vi om parasitiska Cynipoidea? [What do we know about parasitic cynipoids (Hymenoptera)?] – Ent. Tidskr. 105: 36–40. Uppsala, Sweden 1984. ISSN 0013-886x.

The paper aims to briefly summarize the present knowledge of systematics, phylogeny, distribution, and diversity of the cynipoid subfamilies, with special emphasis on the non-phytophagous groups. A classification of families and subfamilies is presented, however it should be regarded as tentative since no cladistic analysis has been performed on this level as of yet. It is assumed that the ancestral species of Cynipoidea was a parasitoid and that the phytophagous branch (Cynipidae) split off early. Each subfamily of the parasitic branch appears to have a systematically well-defined range of hosts. These host data are presented in a table and are discussed. The geographic distributions of the subfamilies are presented in terms of their occurrence in the various zoogeographic regions. The approximative number of recognized genera and species within each subfamily has been calculated. In total, there are about 200 genera and 3 300 species recognized in the Cynipoidea. The author also speculates that about 20 000 species of Cynipoidea, including 14 000 parasitoid species, may actually exist. These estimates are based on the author's personal experience, particularly from his examinations of trap-catch material from around the world.

G. Nordlander, Swedish University of Agricultural Sciences, Dept. of Plant and Forest Protection, P.O. Box 7044, S-750 07 Uppsala, Sweden.

De flesta entomologer tänker i första hand på gallsteklar när Cynipoidea nämns. Gallsteklarna (Cynipidae: Cynipinae) orsakar gallbildningar på växter, t ex på ek och rosor. Larverna livnär sig på växtmaterial inuti gallbildningen och kan således betraktas som parasiter på växten. Vad jag i titeln menar med parasitiska Cynipoidea är emellertid de övriga familjerna inom Cynipoidea, som i likhet med flertalet parasitsteklar lever som parasitoider på andra insekter. Det är vid dessa parasitoider inom Cynipoidea som jag vill lägga huvudvikten i denna framställning om systematik, fylogeni, utbredning och artantal inom Cynipoidea.

Systematik

Cynipoidea är enligt min uppfattning den systematiskt minst kända utav samtliga överfamiljer inom ordningen steklar. Särskilt är de icke gallbildande grupperna negligerade. Flertalet taxonomer som publicerat något om parasitiska Cynipoidea, har huvudsakligen ägnat sig åt antingen gallbildande Cynipoidea eller helt andra parasitstekelgrupper. Det taxonomiska arbetet har mest bestått i att beskriva arter och att inordna arterna i släkten baserade på enkla nyckelkaraktärer (se Nordlander 1982b, 1984).

Storsystematiken inom Cynipoidea är mycket bristfälligt utarbetad och baserar sig också till stor del på karaktärer med tveksamt värde för att påvisa släktskapsförhållanden. Flera av de karaktärer som brukar användas för att åtskilja familjer och underfamiljer, duger ofta inte ens som rena nyckelkaraktärer (t ex den relativa längden av bakkroppens tergiter).

Vid indelningen i familjer och underfamiljer har också hänsyn tagits till vilken grupp av värddjur som utnyttjas. Enligt dagens kunskap om de parasitiska Cynipoidea verkar de olika familjerna och underfamiljerna vara strikt begränsade i sina val av värddjursgrupper (Tab. 1), men detta kan vara ett resultat av att gruppernas avgränsningar delvis baserats på sådana värddjursdata. En framtida studie av släktskapsförhållandena inom Cynipoidea måste enligt min

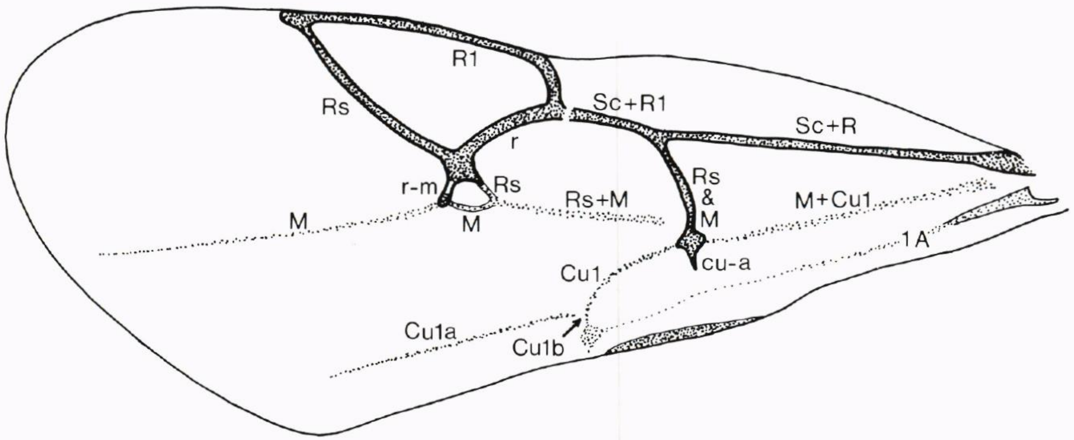


Fig. 1. Framvinge av *Melanips* sp. (Figitinae), som uppvisar den för Cynipoidea typiska vingnervaturen.

Forewing of *Melanips* (Figitinae), illustrating the characteristic cynipoid wing venation (modified from Nordlander 1982b).

mening utnyttja alla tillgängliga data (morfologiska, ekologiska, etologiska, kemiska etc) i en samlad kladistisk analys (se Nordlander 1984).

Den indelning i familjer och underfamiljer som jag använder i denna framställning (Tab. 1–4) och som jag också tidigare har använt (Nordlander 1982a, b), är en provisorisk klassificering som ej baserar sig på en genomförd kladistisk analys.

Tab. 1. Kända värdorganismer för Cynipoidea.

Known hosts of the Cynipoidea. (Modified from Nordlander 1982b).

Grupp/Group	Värdorganismer/Hosts
Cynipidae	
Austrocynipinae	? (Kläckt ur *Araucaria*-frön)[1]
Cynipinae	Magnoliophyta (gallbildare och gall-inquiliner)
Ibaliidae	Hymenoptera: Siricidae, Xiphydriidae
Liopteridae	
Mesocynipinae	(?) Coleoptera: Cerambycidae[2]
Liopterinae	?
Oberthuerellinae	?
Anacharitidae	Neuroptera: Chrysopidae, Hemerobiidae
Figitidae	
Figitinae	Diptera: Cyclorrhapha
Aspiceratinae	Diptera: Cyclorrhapha: Syrphidae
Eucoilidae	Diptera: Cyclorrhapha
Charipidae	
Alloxystinae	Hymenoptera: Aphidiinae, Aphelininae (hyperparasitoider via Homoptera: Aphidoidea)
Charipinae	Homoptera: Psylloidea[3]

[1] Riek 1971 [2] Diaz 1973 [3] Kierych 1979, Quinlan & Evenhuis 1980

Fylogeni

Man kan tämligen säkert anta att stamarten till Cynipoidea var en parasitoid (Königsmann 1978:36). Dock förmodar jag att det skedde en tidig uppdelning i två grenar av vilka den ena nu omfattar fytofaga grupper (Cynipidae). Vingmärket, som är en ursprunglig karaktär hos steklarna, förlorades enligt denna hypotes tidigt, men oberoende, i båda grenarna (Fig. 1) och finns endast kvar hos Austrocynipinae. Denna grupp (1 känd art) anses tillhöra samma gren som Cynipinae, bl a på grund av att båda dessa grupper har samma typ av specialiserad hypopygium (en synapomorfi), som inte finns hos övriga Cynipoidea eller andra steklar (Riek 1971). *Austrocynips mirabilis* Riek, 1971, är kläckt ur frön av *Araucaria cunninghami*. Även många andra grupper av relativt primitiva insekter är associerade med den ålderdomliga barrträdsfamiljen Araucariaceae på södra halvklotet.

Fylogenin hos de parasitiska grupperna är praktiskt taget okänd. Speciellt gäller det släktskapsförhållandena mellan och inom familjerna Liopteridae, Anacharitidae och Figitidae. Ibaliidae är en grupp hos vilken praktiskt taget alla karaktärer förefaller vara i ett mer ursprungligt tillstånd än hos övriga parasitiska Cynipoidea.

Även Liopteridae uppvisar många av dessa primitiva drag. Båda familjerna parasiterar stora vedlevande insektslarver (Tab. 1), vilket också kan tolkas som ett primitivt drag (jfr Achterberg 1984: 43, 50, Hamilton 1978).

Anacharitidae, som är parasitoider på Neuroptera, är en väl avgränsad grupp, vars släktskapsförhållanden till andra grupper är oviss. Detsamma gäller familjen Charipidae, som huvudsakligen (Alloxystinae) är hyperparasitoider på bladlöss. Charipidae förefaller utgöra en relativt specialiserad grupp, vars släktskapsförhållande till andra grupper är svårt att fastställa på grund av förekomsten av många reducerade karaktärstillstånd. Både Anacharitidae och flertalet Charipidae är alltså knutna till det komplex av parasitoider och predatorer, som är associerade med bladlöss. Detsamma gäller underfamiljen Aspiceratinae inom Figitidae, som parasiterar bladlusätande Syrphidae-larver, samt släktet *Melanips* (Figitinae), som angriper bladluspredatorer inom flugfamiljerna Syrphidae och Chamaemyiidae (Evenhuis 1968). Övriga Figitinae angriper larver av andra flugor i olika habitat, kanske främst i dynga och as.

Familjen Eucoilidae är ur de flesta synpunkter den mest specialiserade av familjerna inom Cynipoidea. Gruppen är mycket artrik men morfologiskt relativt enhetligt byggd. Eucoilidae är parasitoider på flugor tillhörande många olika familjer och uppträder därför i en mångfald av habitat-typer. Dessa förhållanden tyder på ett relativt sent ursprung för familjen Eucoilidae och en omfattande artbildning i senare tid. Att Eucoilidae är en monofyletisk grupp visas bl a genom att alla Eucoilidae har en s k skutellplatta (Nordlander 1982a:274), vilket är en unik karaktär för denna grupp. Systergruppen är med stor sannolikhet Figitidae eller någon grupp inom nuvarande Figitidae (Nordlander 1982b:7). I det senare fallet är Figitidae icke en monofyletisk grupp.

Utbredning

Den kända förekomsten av familjerna och underfamiljerna inom Cynipoidea i de olika zoogeografiska regionerna presenteras i Tab. 2. Inom den fytofaga huvudgrenen, Cynipidae, är Cynipinae främst utbredd inom den holarktiska regionen och endast få arter finns i tropiska områden. Dock är den distinkta gruppen Pycnostigmatini begränsad till tropiska Afrika. Cynipinae saknas troligen i Australien, bortsett från införda arter. Möjligen tillhör det australiska släktet *Thrasorus* Cynipinae och ej Figitinae dit det vanligen räknas. Arterna av detta släkte är inquiliner i Pteromalidae-galler (Riek 1970, 1971). (I Australien är det olika grupper inom Chalcidoidea som är gallbildare i stället för Cynipinae). I Australien finns dessutom den enda kända representanten för Austrocynipinae, som jag f n betraktar som systergrupp till Cynipinae.

Tab. 2. Känd naturlig förekomst av familjer och underfamiljer av Cynipoidea i de zoogeografiska regionerna. Pa = palearktiska, Na = nearktiska, Nt = neotropiska, Et = etiopiska, Or = orientaliska, Au = australiska regionen. X = förekomst, **X** = huvudsaklig förekomst.

Natural distributions of Cynipoidea presented in terms of the known occurence of families and subfamilies in the zoogeographical regions. In cases where the principal distribution of a taxon is limited to one or a few of the recorded regions, this is indicated by bold-face. Pa = Palaearctic, Na = Nearctic, Nt = Neotropical, Et = Ethiopian, Or = Oriental, Au = Australian region.

Grupp/Group	Pa	Na	Nt	Et	Or	Au
Cynipidae	X	X	X	X	X	X
Austrocynipinae						X
Cynipinae	**X**	**X**	X	X	X	*a*
Ibaliidae	X	X				
Liopteridae	X	X	**X**	**X**	**X**	X
Mesocynipinae	X	X	X	X	**X**	X
Liopterinae			X			
Oberthuerellinae				X		
Anacharitidae	X	X	X	X	X	X
Figitidae	X	X	X	X	X	X
Figitinae	X	X	X	X	X	X
Aspiceratinae	X	X	X	X	X	
Eucoilidae	X	X	X	X	X	X
Charipidae	X	X	X	X	X	X
Alloxystinae	X	X	X	X	X	X
Charipinae	X	X				

[a] Se texten. / The Australian genus, *Thrasorus*, is dubiously assigned to the Cynipinae by Riek (1970, 1971).

Inom den parasitiska grenen av Cynipoidea är Ibaliidae begränsad till den holarktiska regionen, medan däremot Liopteridae, med undantag av några få Mesocynipinae, endast förekommer inom tropiska områden. Liopterinae finns bara i Sydamerika, Oberthuerellinae bara i Afrika, medan Mesocynipinae huvudsakligen finns i orientaliska regionen, men med några få kända arter i övriga regioner. Anacharitidae, Figitidae, Eucoilidae och Charipidae finns i alla zoogeografiska regionerna. Eucoilidae är mest di-

versifierade i tropiska områden och Charipidae i tempererade områden. Anacharitidae och Figitidae har jag ej funnit vara speciellt artrika inom något särskilt område.

De här omnämnda utbredningsmönstren beträffande Cynipinae – Austrocynipinae, Ibaliidae – Liopteridae och Liopterinae – Oberthuerellinae kan möjligen spegla vikarians-förhållanden. Detta bör analyseras sedan en kladistisk analys utförts för huvudgrupperna inom Cynipoidea.

Artantal

För att kunna ge någon uppfattning om de här omtalade gruppernas diversitet har jag i Tab. 3 sammanställt antalet kända släkten och arter. Antalet ''kända'' släkten och arter innebär det ungefärliga antalet beskrivna taxa minus publicerade synonymiseringar (se bl a Dalla Torre & Kieffer 1910, Weld 1952) samt i vissa fall ännu opublicerade synonymer. Vad beträffar Cynipinae är siffran för antalet arter mycket ungefärlig och i hög grad beroende på vilken status de otaliga varieteter som beskrivits inom Cynipinae anses ha. Säkrast är siffrorna för de grupper som reviderats i sin helhet under de senaste 50 åren, nämligen Austrocynipinae (Riek 1971), Ibaliidae (Kerrich 1973, Kierych 1973), Liopterinae (Hedicke & Kerrich 1940) och Oberthuerellinae (Quinlan 1979). De nearktiska Alloxystinae har reviderats av Andrews (1978) och han ger även en check-lista över samtliga Alloxystinae. (Andrews litteratursökningar gjordes dock ca 10 år före publiceringen av hans arbete.)

Vissa data som är av betydelse för hur pass välkända de olika grupperna är, finns schematiskt angivna i Tab. 4. Cynipinae är t ex den mest samlade gruppen därför att gallbildningarna är lätta att upptäcka och att insamla. Det går bra att kläcka djuren ur gallerna och man får på så sätt djuret associerat med värdväxt och typ av gall. Speciellt i äldre tider skulle många gallstekelarter inte ha kunnat åtskiljas enbart med hjälp av djurets morfologi, utan själva gallen var viktigast för artdiagnosen. För de parasitiska arterna är det oftast ingen lätt uppgift att hitta de parasiterade värddjuren och kläcka fram parasitoiden. Insamling av dessa grupper har därför oftast skett med hjälp av håvning, sållning och olika fällor. Dessa insamlingsmetoder associerar alltså inte djuret till något som kan vara lättare att studera än djuret självt.

Tab. 3. Ungefärligt antal ''kända'' släkten och arter inom familjer och underfamiljer av Cynipoidea samt den procentandel författaren gissar att det ''kända'' antalet arter utgör av antalet existerande arter.

Approximative number of recognized genera and species within the families and subfamilies of the Cynipoidea. Additionally, a speculation by the author is presented as to the proportions of existing species represented by those currently recognized.

	Antal släkten No. of genera	Antal arter No. of species	% kända % known
Cynipidae			
Austrocynipinae	1	1	
Cynipinae	75	~1800[a]	
Ibaliidae	1	12	
Liopteridae			
Mesocynipinae	8	36	20–50 %
Liopterinae	3	29	
Oberthuerellinae	3	16	
Anacharitidae	11	~70	
Figitidae			
Figitinae	16	~160	
Aspiceratinae	8	~100	
Eucoilidae	70	~950	
Charipidae			5–20 %
Alloxystinae	4	~180	
Charipinae	2	2	
Summa/Total:	202	~3300	

[a] Se texten. / A very rough figure due to the unresolved status of all variants described in the Cynipinae.

Tab. 4. Sammanställning av vissa uppgifter som påverkar i hur hög utsträckning olika grupper inom Cynipoidea insamlats och studerats. A = gallbildare, B = stora djur, C = iögonfallande djur, D = gruppen relativt sett artrik i tempererade områden.

Compilation of various factors influencing to what extent the different groups within the Cynipoidea have been collected and studied. A = gall-makers, B = big, C = conspicuous, D = relatively species-rich in temperate areas.

Grupp/Group	A	B	C	D	Σ+
Cynipidae					
Austrocynipidae		+	+	(+)	2,5
Cynipinae	+			+	2
Ibaliidae		+	+	+	3
Liopteridae		+	+		2
Anacharitidae					0
Figitidae					
Figitinae			(+)	(+)	1
Aspiceratinae			+		1
Eucoilidae					0
Charipidae				+	1

Stora arter kan förmodas bli insamlade i högre grad än små. Dessutom blir stora samt avvikande former i större utsträckning monterade och införlivade med museisamlingar än små och för icke-specialister ensartade djur (t ex Charipidae och de flesta Eucoilidae). Ytterligare en faktor som har betydelse för hur stor del av en grupps arter som beskrivits, är om artdiversiteten är relativt sett störst i tempererade områden eller tropikerna. Eftersom flertalet taxonomer är och har varit verksamma främst i de tempererade områdena, blir faunan i dessa områden också den bäst kända.

Utifrån min erfarenhet av de behandlade gruppernas artrikedom i olika typer av fällmaterial från tropiska och tempererade områden har jag gjort gissningar beträffande gruppernas verkliga artantal. Det i Tab. 3 angivna antalet kända arter tror jag utgör 20–50 % av det verkliga artantalet för Cynipidae, Ibaliidae och Liopteridae och 5–20 % för Anacharitidae, Figitidae, Eucoilidae och Charipidae. Dessa gissningar korresponderar väl med de i Tab. 4 angivna poängsummorna för "sannolikheten att bli beskriven". För Eucoilidae och Anacharitidae som fått noll poäng i denna sammanställning tror jag också att antalet kända arter är betydligt närmare 5 än 20 % av det verkliga antalet. Det bör här understrykas att procent-siffrorna relaterar till det här angivna antalet "kända" arter. Antalet "kända" arter som också är reella är betydligt lägre, eftersom många av artnamnen helt säkert är synonymer. Vanliga arter med vidsträckt utbredning har beskrivits gång på gång och kritiska revisioner saknas för flertalet grupper.

Ifall antalet "kända" arter för grupperna Cynipidae–Liopteridae antas vara 30 % av det verkliga antalet och motsvarande siffra 10 % för grupperna Anacharitidae–Charipidae, skulle det totala antalet Cynipoidea vara ca 20 000 arter, varav 14 000 parasitoider.

De tropiska skogarnas trädkronor har nyligen rapporterats hysa en tidigare oanad mängd arter av vissa insektsgrupper (Erwin 1982). Om detta förhållande också skulle gälla grupper inom Cynipoidea, så är den ovan angivna siffran 20 000 arter sannolikt en grov underskattning. Emellertid förekommer de båda artrika grupperna Eucoilidae och Figitidae, så vitt det är känt, huvudsakligen i marknära miljöer. Den i stor utsträckning trädlevande gruppen Cynipinae är dessutom sparsamt förekommande i tropikerna.

Litteratur

Achterberg, C. van 1984. Essay on the phylogeny of Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea). – Ent. Tidskr. 105: 41–58.

Andrews, F. G. 1978. Taxonomy and host specificity of Nearctic Alloxystinae with a catalog of the world species (Hymenoptera: Cynipidae). – Occ. Pap. Bur. Ent. Calif. 25:1–128.

Dalla Torre, K.W. von & Kieffer, J.-J. 1910. Cynipidae. – Tierreich 24:1–891.

Diaz, N. B. 1973. Una familia de Cynipoidea nueva para la Argentina. – Neotropica 19 (60):141–144.

Erwin, T. 1982. Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. – Coleopterist's Bull. 36:74–75.

Evenhuis, H. H. 1968. Some ecological facts about two Dutch Melanips species. – Ent. Bericht. 28:175–176.

Hamilton, W. D. 1978. Evolution and diversity under bark. *In*: Mound, L. A. & Waloff, N. (Eds.). Diversity of insect faunas. Oxford (Blackwell Scientific Publ.), pp. 154–175.

Hedicke, H. & Kerrich, G.J. 1940. A revision of the family Liopteridae (Hymenopt., Cynipoidea). – Trans. R. ent. Soc. Lond. 90(7):177–225, + 3 pls.

Kerrich, G. J. 1973. On the taxonomy of some forms of Ibalia Latreille associated with conifers. – Zool. J. Linn. Soc. 53:65–79.

Kierych, E. 1973. Ibaliidae (Hymenoptera, Cynipoidea) of Poland. – Ann. zool., Warsz. 30:349–359.

— 1979. Notes on the genera Dilyta Förster, 1869 and Glyptoxysta Thomson, 1877 (Hymenoptera, Cynipoidea, Alloxystidae). Part II. Dilytinae subfam. n. – Annls. zool., Warsz. 35(5):59-64.

Königsmann, E. 1978. Das Phylogenetische system der Hymenoptera. Teil 3: "Terebrantes" (Unterordnung Apocrita). – Dt. Ent. Z. 25: 1–55.

Nordlander, G. 1982a. Identities and relationships of the previously confused genera Odonteucoila, Coneucoela, and Trichoplasta (Hymenoptera, Cynipoidea: Eucoilidae). – Ent. scand. 13:269–292.

— 1982b. Systematics and phylogeny of an interrelated group of genera within the family Eucoilidae (Insecta: Hymenoptera, Cynipoidea). Dissertation, Univ. of Stockholm, Dept. of Zoology, Stockholm.

— 1984. Är kladistisk metodik tillämpbar på bristfälligt kända parasitstekelgrupper? – Ent. Tidskr. 105: 31–35.

Quinlan, J. 1979. A revisionary classification of the Cynipoidea (Hymenoptera) of the Ethiopian zoogeographical region. Aspicerinae (Figitidae) and Oberthuerellinae (Liopteridae). – Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Ent.) 39(2):85–133.

Quinlan, J. & Evenhuis, H.H. 1980. Status of the subfamily names Charipinae and Alloxystinae (Hymenoptera: Cynipidae). – Syst. Ent. 5:427–430.

Riek, E.F. 1970. Superfamily Cynipoidea. *In:* CSIRO. The insects of Australia. Melbourne (Melbourne University Press), pp. 910–913.

— 1971. A new subfamily of Cynipoid wasps (Hymenoptera: Cynipoidea) from Australia. *In*: Entomological essays to commemorate the retirement of Professor K. Yasumatsu. Tokyo (Hokuryukan Publ. Co., Ltd.), pp. 107–112.

Weld, L.H. 1952. Cynipoidea (Hym.) 1905–1950. Ann Arbor, Michigan (privately printed). 351 pp.